云 南 植 物 研 究 2001，23（4）：479～487
Acta Botanica Yunnanica

花卉基因工程研究进展Ⅰ：花色*

张石宝，胡 虹，李树云

（中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明 650204）

摘要：1987年人们首次通过转基因技术获得了改变花色的矮牵牛，使得花卉选育迈入分子时代。其优点在于可有目的地改变花卉的某一性状而不影响其它性状，并缩短育种周期。目前，与花色基因工程有关调控机理已日益清楚，分离到大量的相关酶和基因，获得了一批转基因花卉。本文重点介绍了国内外花色基因工程的研究进展，同时简单评述了花卉基因工程研究中存在的问题并展望其应用前景。

关键词：转基因花卉；花色；类黄酮；类胡萝卜素

中图分类号：Q 94　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253-2700(2001)04-0479-09

Advance in Flower Genetic Engineering Ⅰ：Flower Color

ZHANG Shi-Bao，HU Hong，LI Shu-Yun

（*Kunming Institute of Botany*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204，China）

Abstract：The *Petunia* hybird obtained from genetic engineering technology in 1987，which is the first transgenic flower in the world，indicated that flower breeding was marching into the molecular era. The genetic engneering technology have not only changed flower characteristics but also shorten breeding time. Now people understand continuously the regulatory mechanisms of flower colors through genetic engineering ways. Many enzymes and genes related to flower color were obtained. New varieties and hybirds of flowers have been bred through genetic engineering. Problems and perspectives of flower genetic engneering were briefly elucidated.

Key words：Transgenic flower；Flower color；Flavonoid；Carotenoids

花色是观赏植物最重要的质量指标之一，主要由类黄酮、类胡萝卜素、生物碱三类物质决定（Tanaka等，1998；何小玲等，1998）。类胡萝卜素存在于质体内，产生月季、水仙、郁金香、百合等的黄色及橙色。生物碱类色素有小檗碱、罂粟碱、甜菜碱等，甜菜碱是酪氨酸衍生出来的黄色到红色氮化合物，主要存在于石竹属植物中。罂粟碱使罂粟属和绿绒蒿属植物呈黄色，小檗碱使小檗属植物呈深紫色（郑志亮，1994）。类黄酮存在于液泡内，分为花青素、异黄酮和黄烷醇等，其中花青素可反应花中大部分红、蓝、紫和红紫等颜色。

* 基金项目：中国科学院“西部之光”人才培养计划及中国科学院知识创新工程资助项目
收稿日期：2000-11-27，2001-04-13接受发表
作者简介：张石宝（1970-），男，云南人，在读硕士研究生，主要从事植物生理生态及高山花卉的研究。

长期以来，人们通过传统育种及定向选择技术进行花色改良，虽然杂交育种在花色改良中做出了重要的贡献，但其远缘杂交亲和性差，难于打破生物物种生殖隔离和某些基因连锁，染色体重组时交换量小，育种周期长，效率较低（包满珠，1997；汪政科等，2000）。80 年代后，不断成熟的生物技术，尤其是基因工程技术为花卉性状的改良提供了全新的思路，人们能够将外源基因转入花卉中并得到表达，定向修饰花卉的某个性状而不改变其它的性状。目前，对花色调控机理的了解正逐步深化，分离克隆到大量相关的酶和基因（林泉，1998；徐昌杰等，2000；傅荣昭等，1995），许多重要的切花都已建立遗传转化体系（Mol 等，1995），获得了一批转基因花卉，如矮牵牛（*Petunia*）、香石竹（*Dianthus*）、菊花（*Dendranthema*）、百合（*Lilium*）、玫瑰（*Rosa*）、郁金香（*Tulip*）、非洲菊（*Gerbra*）、丝石竹（*Gypsophila*）（Meyer 等，1987；Van der krol 等，1988；Lu 等，1991；Aanhane 等，1995；Robinson 等，1993；梁建余等，1999；储文华，1996；傅荣昭等，1995）等。花色改良已成为花卉基因工程研究的重点，也是当今分子生物学的研究热点之一。

目前花色基因工程主要集中在类黄酮和类胡萝卜素的研究上，本文着重对这两方面的进展进行综述。

1 类黄酮的生物合成及其基因工程

1.1 类黄酮的生物合成途径

类黄酮类色素的生物合成途径已较为清楚（图 1）（Tanaka 等，1998；Gurrerson 等，1993；林泉，1998）。由苯丙氨酸到花青素的合成可以分成 3 个阶段，第一阶段由苯丙氨酸到香豆酰 CoA，这是许多次生代谢共有的；第二阶段由香豆酰 CoA 到二氢黄酮醇，这是类黄酮代谢的关键反应，它合成花青素和其它黄酮物质；第三阶段是各种花色素苷的合成，F3′H 和 F3′5′H 是最关键的酶，它们决定无色二氢黄酮醇的羟化位置和程度，从而最终决定合成花色素苷的种类和花的颜色，如果二氢黄酮醇 B－环的 3′和 5′位都被羟化，将形成蓝紫色翠雀素糖苷的前体；如果只有 3′位被羟化，将形成红色花青素糖苷的直接前体；若 3′和 5′位都未被羟化，则转变成砖红色的花葵素糖苷。

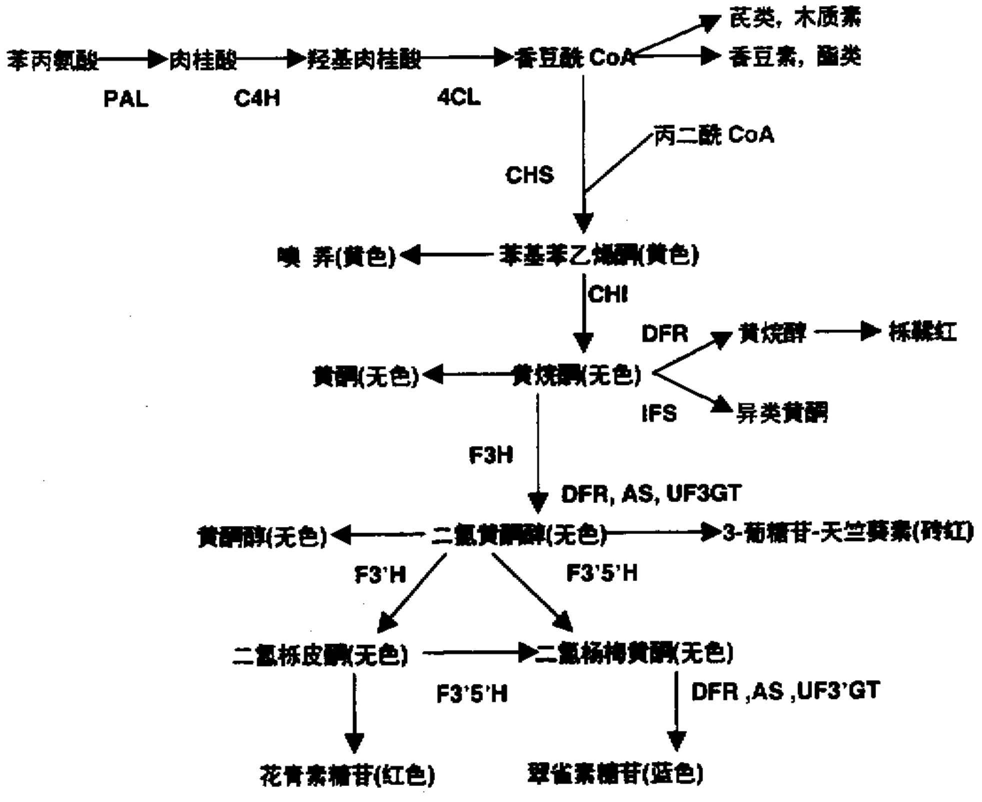
1.2 类黄酮生物合成的主要酶及其基因

花色素苷的生物合成是由许多酶催化完成的（图 1），通过应用花色苷形成障碍的突变体研究，许多相关基因已被克隆（包满珠，1997；余迪求等，1997）。这些基因可以分成两类，一类是不同植物种类共同具有的结构基因，第二类是调节结构基因活性、色素空间和时间积累的调节基因。这里着重对关键酶及其基因进行讨论，后面将涉及调节基因。

1.2.1 PAL　PAL 催化苯丙氨酸形成肉桂酸，PAL 基因活性受光照尤其是紫外光的调节（谢灵玲等，2000）。在菜豆（*Phaseolus vulgaris*）基因组中有 34 个 *PAL* 基因，只有 1 个 *PAL* 基因可在花瓣中表达。如果用 *PAL2* 的启动子接上 GUS 编码区转入烟草和马铃薯，在转基因植物的花瓣中可测到 GUS 的高水平表达。*PAL2* 在花瓣中的表达只局限于粉红色区域（林泉，1998）。

1.2.2 CHS　催化香豆酰 CoA 与丙二酰 CoA 缩合成苯基苯乙烯酮。CHS 酶首先从欧芹（*Petroslium hortense*）中分离到（Krenzaler，1979），在矮牵牛中由 8～10 个成员组成（Koes 等，1989）。植物正常发育过程中只有 *CHSA* 和 *CHSJ* 表达，且这种表达只能在花中，

CHSA 转录的 mRNA 占总 CHS mRNA 的 90%，在苗期，*CHSA*、*CHSJ*、*CHSB* 和 *CHSG* 基因可被紫外线诱导表达（Koes 等，1989）。*CHSD* 是假基因，*CHSC*、*CHSE*、*CHSH*、*CHSI*、*CHSK*、*CHSL* 虽不具有假基因的性质，但尚未检测到其基因产物（林泉，1998）。



PAL：苯丙氨酸脱氨酶　　C4H：肉桂酸羧化酶　　4CL：4－香豆酰 CoA 连接酶

CHS：苯基苯乙烯酮合成酶　　CHI：苯基苯乙烯酮黄烷异构酶　　FLS：黄酮醇合成酶

F3H：黄烷酮 3－羟化酶　　F3′H：黄烷酮 3′羟化酶　　AS：花色素合成酶

F3′5′H：黄烷酮 3′，5′羟化酶　　DFR：二氢黄酮醇 4－还原酶

UF3GT：UDP－葡糖二类黄酮 3－O－葡糖基转移酶

图 1　类黄酮类色素的生物合成途径

Fig.1　Biosynthetic pathway of flavonoid

1.2.3　DFR　在其参与下，无色的二氢黄酮醇和二氢杨梅黄酮分别变为砖红色的天竺葵素和蓝色的翠雀素糖苷。有 3 个基因家族成员，分别定位在矮牵牛第 2、4、6 染色体上（Beld 等，1989）。

1.2.4　F3′5′H　催化二氢黄酮醇 B－环 3′和 5′位的羟化，形成蓝紫色翠雀素的直接前体二氢杨梅黄酮。在多种植物中如矮牵牛、马鞭草等花提取液中纯化到 F 3′5′H（Birch，1997）。F 3′5′H 的羟化是由 *Hf*1 和 *Hf*2 两基因所控制的（王关林等，1998）。在矮牵牛中克隆到 *Hf*1 和 *Hf*2，这两个基因表达都能使花色素苷生物合成途径趋向于产生蓝色的翠雀－3－葡

糖苷，从而使花趋向于蓝色（Holton 等，1993）。

育成蓝色玫瑰和香石竹一直是人们的梦想，但用传统手段是不可能的，因为要育成蓝色花需同时具备 3 个条件：存在翠雀素、黄酮醇共染剂和较高的 pH 值（Mol 等，1995），而玫瑰、香石竹、菊花都不具有编码合成翠雀素的关键酶 F3′5′H 基因，所以自然界这 3 种花无蓝色。

澳大利亚的 Calgene Pacific 公司已将克隆到的 F3′5′H 基因与日本 Suntory 合作转入了玫瑰（王关林等，1998；Holton 等，1994）。相信不久的将来就能育成蓝色玫瑰。

1.2.5 F3′H F3′H 催化二氢黄酮醇 B－环 3′和 5′位的羟化，形成红色花青素苷的前体二氢栎皮酮。F3′H 三位的羟化在矮牵牛不同组织中分别由 *ht*1 和 *ht*2 基因控制。金鱼草中，由 *Eosina* 基因控制二氢黄酮醇三位的羧化（林泉，1998）。

1.2.6 CHI 在 CHI 催化下，苯基苯乙烯酮转变成黄烷醇。从矮牵牛中克隆到两个 CHI 基因，CHIA 在花组织和经紫外线照射的幼苗中表达，*CHIB* 仅在未成熟的花粉中表达（Van 等，1989）。从矮牵牛花瓣 cDNA 中克隆到的 *CHIA* 全长 726bp，编码 241 个氨基酸（颜华等，1997）。

通过花色基因的操作，已获得了一批花色改良的转基因花卉（表 1），但用于商业生产品种还很少。利用基因技术不仅能使花色完全改变而且能改变花色的深浅和花色式样，把 *CHS* 的反义 *RNA* 转入红色的矮牵牛中，获得完全白色和颜色变浅且有色与无色相间的两种植株（王关林等，1998）。

表 1 已获得的改变花色转基因花卉作物

Table 1 Transgenic floral crops of modified color

种类（颜色） Host species（color）	基因构建 Gene construction	表型 Phenotype	文献 Reference
矮牵牛（紫色）	反义 CHS－A	白色	Van der Krol 等，1988
矮牵牛（紫罗兰色）	正义 CHS－A	白色	Tanaka 等，1998
矮牵牛（紫色）	正义 CHS－A	白色	Van der Krol 等，1990
菊花（粉红色）	正义 CHS	白色	Courtney－Gutterson 等，1994
	反义 CHS	浅红	
非洲菊（红色）	反义 CHS，DFR	粉红	Elomaa 等，1993
康乃馨（粉红色）	正义 CHS	浅粉	Tanaka 等，1998
玫瑰（红色）	正义 CHS	粉红	Tanaka 等，1998
蝴蝶草（蓝色）	正义 CHS，DFR	白色	Tanaka 等，1998
蝴蝶草（蓝色）	正义 CHS，DFR	淡蓝	Tanaka 等，1998
	反义 CHS，DFR		
康乃馨（红色）	反义 F3H	白色	Tanaka 等，1998
Lisianthus（紫色）	反义 CHS	白色	Tanaka 等，1998
矮牵牛（紫色）	正义 CHS	白色或紫白相间	邵莉等，1996
矮牵牛（白色）	正义 CHS	淡黄	Davis 等，1998
矮牵牛（深紫）	正义 CHS	淡紫	Davis 等，1998
矮牵牛（红色）	正义 DFR	砖红色	Meyer 等，1987
康乃馨（白色）	F3′5′H 和 DFR	紫罗兰	Holton 等，1994
康乃馨（白色）	*Hf*1 和 *Dfr*	紫色	Mol 等，1999

2　类胡萝卜类色素的生物合成及其基因

2.1　类胡萝卜类色素的生物合成途径

类胡萝卜素是通过类异戊二烯途径合成的，其生物合成途径如图 2。

2.2　类胡萝卜素生物合成的主要酶及其基因

在花卉和果实中，已有 100 多种不同的类胡萝卜素被纯化（Gutterson 等，1993），但克隆到的基因还不多。

2.2.1　GGPS　在类胡萝卜素的生物合成中，GGPS 是异戊烯焦磷酸（IPP）向牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸（GGPP）转化的限速酶，其活性高低影响类胡萝卜素和其它产物的合成。从拟南芥中克隆到的 *GGPS* 基因 cDNA 长 1.1 – 1.4kb，编码 316 – 366 个氨基酸（Scolnik 等，1994）。拟南芥的 *GGPS* 至少由 5 个基因编码，不同成员可能控制不同支流的产物合成。

2.2.2　PSY　PSY 催化 GGPP 转化为八氢番茄红素。首先获得一个在果实成熟期间专一表达的 cDNA 克隆 pTOM5，后来将 pTOM5 反义导入番茄，使转基因果实 GGPP 向八氢番茄红素转化受阻，导致 GGPP 积累，表明 pTOM5 就是 *PSY* 基因（徐昌杰等，2000）。PSYcDNA 全长 1.3 – 1.6 kb，编码 409 – 423 个氨基酸，基因长 *3.2 – 6.0* kb，有 5 – 7 个内含子。

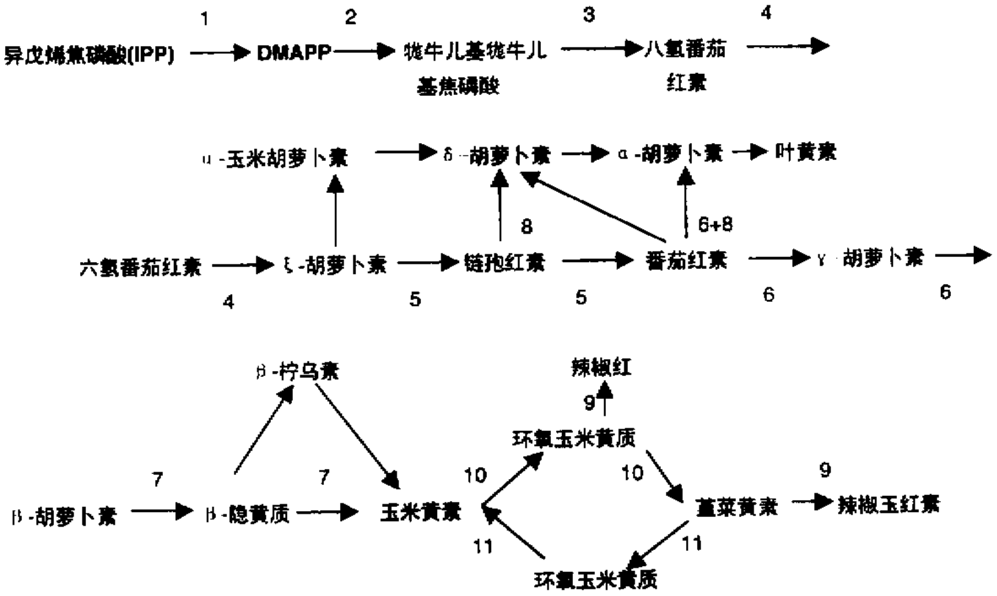
2.2.3　PDS 和 ZDS　PDS 催化八氢番茄红素向 ξ – 胡萝卜素转化，而 ξ – 胡萝卜素向番茄红素转化则是由 ZDS 催化的。从番茄、拟南芥、黄水仙等植物中克隆到的 *PDS* 基因，其 cDNA 长 1.9 – 2.3kb，编码 566 – 582 个氨基酸；从辣椒、拟南芥、黄水仙等植物中分离到 ZDS cDNA 长 1.8 – 2.1kb，编码 558 – 574 个氨基酸。*PDS* 和 *ZDS* 基因大小相近，氨基酸有 29 – 31%的同源性（徐昌杰等，2000）。将 *PDS* 基因转入番茄中，使之组成型表达，一方面导致类胡萝卜素在多种器官的含量增加，亦导致植株矮化（王霜等，1998）。

类胡萝卜素生物合成途径及其主要酶和基因的阐明，为用基因工程手段调控植物类胡萝卜素生物合成，进而改变花色成为可能。反义导入 *PSY* 基因可抑制类胡萝卜素合成，而正义导入 *PSY* 基因的转基因番茄植物类胡萝卜素合成增强，在幼果和离区异常积累，并导致植株矮化（徐昌杰等，2000）。将 *CCS* 基因正向导入烟草，转基因植株叶片积累高含量的辣椒红，植株呈红色（Kumagai 等，1998）。目前尚未获得转类胡萝卜素的转基因花卉。

3　色素生物合成的调节

Forkman 将花色基因分为 7 类：结构基因、修饰基因、调节基因、影响色素浓度的基因、与花朵结构有关的基因（花瓣特定部位产生色素）、影响花色的基因或因子（共着色、金属离子）和控制色素细胞的形状和分布等形态特征的基因（Forkman ，1991）。

花色素生物合成途径中的每一步酶促反应均是调控基因作用的靶位点。已克隆到一些调控基因（表 2），矮牵牛的调控基因 *DELILA*、*ELUTA*、*ROSEA* 主要对花色素苷生物合成的后期阶段起调节作用，而对早期 *CHS* 和 *CHI* 阶段表现微量调控（Martin 等，1991）。在矮牵牛中，*CHS*、*CHI* 和 *F3H* 不能被 4 个调节基因 *AN*1、*AN*2、*AN*10 和 *AN*11 调控（Gerats 等，1990），而对 *UF3GT* 和 *DFR* 的 mRNA 调控类似于金鱼草，表明对矮牵牛花色素苷合成的调控开始于 DFR 以后阶段，比金鱼草始于 F3H 晚一个阶段。



1. IPP 异构酶　2. GGDp 合成酶（GGPS）　3. 八氢番茄红素合成酶（PSY）
4. 八氢番茄红素饱和酶（PDS）　5. ξ－胡萝卜素饱和酶（ZDS）　6. 番茄红素环化酶
7. β－胡萝卜素羟化酶（BCH）　8. 番茄红素 β 环化酶　9. 辣椒红/辣椒玉红素合成酶（CCS）
10. 玉米黄素环氧酶（ZEP）　11. 堇菜黄素脱氧酶（VDE）　12. 3，3－二甲基丙烯基焦磷酸（DMAPP）

图 2　类胡萝卜素的生物合成途径

Fig.2　Biosynthetic pathway of carotenoid

表 2　矮牵牛、金鱼草和玉米花色素生物合成的调节基因（Dooner 等，1991）

Table 2　Regulatory gene of flower pigments biosynthesis in Petunia，Antirrhinum and Maize

种 species	调控基因 regulatory gene	结构基因* structural gene		
		CHS	DFR	UF3GT
矮牵牛	*AN*1，*AN*2，*AN*10，*AN*11	R	E	
金鱼草	*DELILA*	NR 或 R	R	E，R
	ELUTA	NR	R	R
	ROSEA	NR	R	R
玉　米	*R*（*S*）	E，R	R	E
Myc	*R*（*P*）	NR	R	R
	B		R	E，R
	R（Sn）	R	R	
	*C*1	E	R	E，R
Myb	*Pl*			E
	P	R	R	
	VPl	E		E，R

* NR：mRNA 水平无调控作用；R：mRNA 有调控作用；E：酶活性分析

光照、Mn^{2+}、乙烯等因子都影响花色素的合成。UV－B 可以诱导出玉米黄化苗胚芽

鞘和高粱茎杆第一节间形成花青苷，因为 *PAL* 的活性受紫外光调节（童哲，1998）。

花瓣中细胞液的 pH 浓度会影响花色。在低的 pH 下，花趋向于显红色；pH 接近或大于 7 时显蓝色。从矮牵牛中克隆到 6 个与 pH 值有关的基因，即 pH1 ~ pH6，这 6 个基因控制矮牵牛花瓣细胞液的 pH 值，从而影响花色。花色素苷调节基因 *AN*1、*AN*2 和 *AN*11 也影响花瓣汁液的 pH 值，突变体的细胞内 pH 值也发生了改变（瞿礼嘉等，1998；Mol 等，1999）。

4 花色改良的策略

基因工程技术为花卉育种开辟了一条新途径，可以通过多种手段来改变花色。

一是抑制类黄酮或类胡萝卜素生物合成基因的活性，从而导致中间产物的积累和花色改变。反义 RNA 技术就是将所研究的反义链连接在另一个启动子后面，再用它去转化花卉，抑制了靶基因的活性，但内源靶基因不发生改变。例如将 *CHS* 的 cDNA 反向连接于 CaMV 的 35S 启动子上，再连接双元载体 Bin 19 转化矮牵牛，使花色由紫红色变为粉红色并夹有白色，有些花朵完全呈白色（Vander krol 等，1988）。

另一种抑制基因活性的方法是用核酶（ribozym），核酶是具有酶活性的 RNA 分子，能特异性切断 mRNA，从而阻止其编码蛋白质的合成。该技术可以用来特异性抑制类黄酮或类胡萝卜素生物合成基因的表达，从而改变花卉的颜色（林泉等，1998）。

二是共抑制，当植物体内的结构基因不止一个拷贝时往往引起转基因花卉内源基因的抑制，应用此法已获得多种新花色的花卉，如红色玫瑰变成粉红，粉红色香石竹变为浅粉（Tanaka 等，1998）。

三是引入新基因来补充某些品种缺乏合成某些颜色的能力。如玫瑰、香石竹等不具有合成蓝色翠雀素必需的 F3′5′H 酶基因，可将从其它花卉中克隆到的 F3′5′H 酶基因转到玫瑰和香石竹中，从而获得蓝色玫瑰或香石竹。

四是引入生物合成的转录调控因子（王霜等，1998），花色素苷生物合成的许多转录因子已被克隆到。通过将转录调控因子引入矮牵牛中，在原来不产生花青素的组织中发现花青素的形成（Beld 等，1989）。

5 问题及展望

影响花卉观赏品质的因素很多，如观赏寿命、花朵大小、鲜重、颜色等，目前花卉基因工程的研究集中在改良花色，其他工作仍处于起步阶段。三大类色素中，对类黄酮和类胡萝卜素的研究较多，但未得到与类胡萝卜素有关的转基因花卉，对三类色素共同着色的机理以及调节因子对花色的影响等的了解较少。因此花色表型遗传规律的研究，尤其是黄酮类与类胡罗卜素共着色的遗传机理研究，是目前观赏植物基因育种中需要解决的问题。

插入基因的稳定性及其是否稳定遗传是花卉基因育种商业化应注意的问题。目前通过基因工程的方法虽已获得大量的植株，但由于外源基因的插入是随机的，特别是现在采用的主要方法农杆菌介导的 T - DNA 定点整合不稳定，导入以后往往不能稳定表达，而且有可能影响其它的代谢，而这方面研究较少，今后应加强这方面的研究。

转基因作物的安全性是人们关注的问题。由于花卉主要用于观赏，转基因花卉的商业

化推广所面临的社会压力和难度可能会小于转基因粮食和蔬菜水果等，英国最近的调查也表明消费者转基因花卉比其他粮食作物更乐观，但是环境安全性（杂草化、基因扩散）仍是值得注意的问题，虽然其可能造成的后果还不完全了解，不过各国都相继制定了安全保障措施。

我国野生花卉资源异常丰富，尤其高山花卉由于特殊生境条件，花型奇特，颜色艳丽。但目前基本未能被用于商业化栽培。通过基因技术改良其适应性或观赏性状，将有助于这些高山奇葩的产业化进程。

〔参 考 文 献〕

王霜，侯学文，郭勇，1998．谈谈转基因植物中生物合成途径的调控策略［J］．植物生理学通迅，**34**（6）：458—461

王关林，方宏筠，1998．植物基因工程原理与技术［M］．北京：科学出版社．41—42

包满珠，1997．植物花青素基因的克隆进展及其应用—文献综述［J］．园艺学报，**24**（3）：279—284

余迪求，李宝健，1997．花色素苷生物合成的遗传和发育调控［J］．植物生理学通讯，**33**（1）：71—77

汪政科，彭镇华，2000．观赏植物基因工程研究进展［J］．林业科学研究，**13**（1）：97—102

何小玲，王金发．1998．观赏花卉的品质基因及其基因工程问题［J］．植物生理学通讯，**34**（6）：462—466

邵莉，李毅，杨美珠等，1996．查尔酮合酶基因对转基因植物花色和育性的影响［J］．植物学报，**38**（7）：517—524

林泉，1998．色素基因的表达和调控．见：许智宏，刘春明主编．植物发育的分子机理［M］，北京：科学出版社．107—119

郑志亮，1994．花卉作物的花色基因工程［J］．北方园艺，**3**：37

徐昌杰，张上隆，2000．植物类胡萝卜素的生物合成及其调控［J］．植物生理学通讯，**36**（1）：64—70

童哲，1998．光敏色素与光形态建成．见：余叔文，汤章城主编，植物生理与分子生物学（第2版）［M］．北京：科学出版社，633—654

谢灵玲，赵武玲，沈黎明，2000．光照对大豆叶片苯丙氨酸裂解酶（PAL）基因表达及异黄酮合成的调节［J］．植物学通报，**17**（5）：443—449

傅荣昭，马江生，曹光诚等，1995．观赏植物色香形基因工程研究进展—文献综述［J］．园艺学报，**22**（4）：381—387

储文华，1996．用根癌农杆菌在丝石竹进行基因转化［J］．上海师范大学学报（自然科学版），**25**（4）：90—91

颜华，宋云，李羽云等，1997．查尔酮异构酶基因的克隆序列分析及在大肠杆菌中的表达［J］．植物学报，**39**（11）：1030—1034

瞿礼嘉，顾红雅，胡苹等，1998．现代生物技术导论［M］．北京：高等教育出版社，241—286

Aanhane T，Affrs D R，Lorigene B VF，*et al*，1995．First rDNA flower to debut in Australia this summer．*Biotechnology News*［J］，**15**（14）：3—7

Beld M，Maartin C，Huits H，*et al*，1989．Flavoniod synthesis in petunia hybrida：partial characterization of dihydroflavonol – 4 – reductase genes［J］．*Plant Mol Biol*，**13**：491—495

Birch R G，1997．Plant transformation：problem and strategies for practical application［J］．*Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*，**48**：297—326

Gutterson NC，Napoli C，Lemieux C，*et al*，1994．Modification of flower color in florist′s Chrysanthemum：produ – ction of a white – genetics［J］．*Bio/technology*，**12**：268—271

Gutterson NC，1993．Molecular breeding for color，flavor and fragrance［J］．*Scientia Horticulturae*，**55**：141 – 160

Davis K M，S J Bloor，G B Spiller，*et al*，1998．Production of yellow color in flowers：redirection of flavonoid biosynthesis in Petunia［J］．*Plant J*，**13**：259—266

Dooner H K，Robbins T P，1991．Genetic and developmental control of anthocyanin biosynthesis［J］．*Ann Rev Genet*，**25**：173—199

Elomaa P，Honhanen J，Puska R，*et al*，1993．Agrobacterium mediated transfer of antisense chalcone synthase cDNA to Gerbera hybrida

inhibits flower pigmentation [J]. *Bio/technology*, **11**: 508—511

Gerats AG, Huits H, Vrijlandt E, *et al*, 1990. Molecular characterization of a nonautonomous transposable element (dTph1) of Petunia [J]. *Plant Cell*, **2**: 1121—1124

Holton T A, Brugliera F, Lester D R, *et al*, 1993. Cloning and expression of cytochrome P450 genes controlling flower color [J]. *Nature*, **366**: 276—279

Holton T A, Tanaka Y, 1994. Blue roses – a pigment of our imagination [J]. *Trend Biotechnol*, **12**: 40—42

Koes RE, Spelt CE, Van der Elzen P J M, 1989. Cloning and molecular characterization of the chalcone sythase multigene family of *petunia hybrida* [J]. *Gene*, **81**: 245—257

Koes R E, Spelt C E, Mol T N M, 1989. The chalcone synthase multigene family of *petunia hybrida*, (V30): Differential light – regulated expression during flower development and UV light induction [J]. *Plant Molecular Biology*, **12**: 213—225

Krenzaler F, 1979. Flavanone synthase from petroselium hortense, molecular weight, subunit composition , size of messenger RNA and absence of pantetheny1 residue [J]. *Eru J Biochem*, 99—114

Kumagai M H, Keller, Bouvier F, *et al*, 1998. Functional integration of non – native carotenoids into chloroplasts by viral – derived expression of capsanthin – capsorubin synthase in Nicotiana benthamiana [J]. *Plant J*, **14**: 305—315

Lu C Y, Nugent G, Terse W R, *et al*, 1991. Agrobacterium – mdicatd tannsformation of carnation (Dianthus carryophyllus L.) [J]. *Bio/Technology*, **9**: 864—868

Martin C, Prescott A, Mackay S, *et al*, 1991. Control of anthocyanin biosynthesis in flowers of *Antirrhinum majus* [J]. *Plant J*, **1**: 37—41

Meyer P, Heidmann I, Forkmann G, *et al*, 1987. A new petunia flower color generated by transformation of a mutant with a maize gene [J]. *Nature*, **330**: 677—687

Mol J, Holton T A, Koes R E, 1995. Genetic engineering of commercial traits of floral crops [J]. *Trend Biotechnol*, **13**: 350—355

Mol J, Grotewold E, Koes R, 1998. How genes paint flowers and seeds [J]. *Trends Plant Sci*, **3**: 212—217

Mol J, Cornish E, Mason J, *et al*, 1999. Novel coloured flowers [J]. *Current opinion in Biotechnology*, **10**: 198—201

Robinson KEP, Firoozabady E, 1993. Transformation of floriculture crops [J]. *Sci Horticul*, **55**: 83—99

Scolnik P A, Bartley G E. 1994. Nucleotide sequence of an arabidopsis cDNA for geranygeranyl pyrophosphate synthase [J] . *Plant Physiol*, **104**: 305—315

Tanaka Y, S Tsuda, T Kusumi, 1998. Metabolic engineering to modify flower color [J]. *Plant Cell Physiology*, **11**: 1119—1126

Van der krol A R, Lenting R J , Veenstra J G, *et al*, 1988. An antisense chalone synthase gene in transgenetic plants inhibits flower pigmentation [J]. *Nature*, **333**: 860—869